Le rôle de la matière organique dissoute dans l'eau et les théories de Pütter (suite) [1]

par Gilbert Ranson
Docteur ès-sciences,
Assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle.

En 1909, A. Pütter entreprend des expériences directes sur quelques Poissons qu'il élève en aquarium. Il trouve qu'ils vivent plus longtemps dans des solutions nutritives que dans l'eau pure. D'autre part, il mesure leur consommation totale en O, puis leur perte de poids. De leur composition chimique, il déduit la quantité d'O qui a servi à oxyder la partie perdue. Il trouve une différence entre ces deux quantités. Il en conclut qu'une partie a été utilisée à oxyder les aliments non figurés absorbés par l'animal. L'absorption des substances dissoutes se ferait par les branchies en même temps que l'O.

En 1911, il montre qu'en ajoutant des substances nutritives dissoutes dans de l'eau où vivent des Actinies, ces substances diminuent progressivement dans l'eau. Il en conclut qu'elles ont été absorbées.

En 1924, il étudie la nutrition des Copépodes. Reprenan les considérations de son premier travail et d'autres, il arrive à l'idée que les Copépodes vivent aux dépens des substances en solution dans l'eau. Il le prouve directement en faisant vivre des Copépodes dens des solutions étendues de glucose. Par le calcul, il montre que l'absorption de ces matières ne peut se faire par l'intestin, car la quantité d'eau qui devrait passer par celui-ci serait trop grande. Cette absorption peut au contraire se faire par la surface extérieure du corps comme pour l'oxygène. Il appuie cette idée de l'absorption à travers la paroi chitineuse sur les observations de Munro Fox [2], sur des larves de chironomes. Ce dernier a montré, en effet, qu'une larve de chironome respire par toute la surface extérieure du corps. Quant au rôle de l'intestin, il pense que les Algues qui y pénètrent ne peuvent couvrir que 2 à 3 pour 100 des besoins alimentaires et servent peut-être à apporter des vitamines.

1. Voir : *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, t. VII, fasc. 6, nov. 1935, p. 359.
2. Munro Fox, *The journal of Gén. physiol.*, vol. III, 1921, p. 565.

Étant donnée l'hypothèse à laquelle est arrivé Pütter, il lui faut absolument montrer que les animaux aquatiques peuvent vivre, se développer et reproduire uniquement en présence de substances dissoutes. Ceci est difficile, dit-il, à réaliser expérimentalement.

Les travaux de Lund (1914), Peters (1920 et 1921), et Lwoff (1923), qui ont obtenu des cultures de Protozoaires dans des milieux ne contenant que des substances dissoutes, ceux de Knörrich sur *Daphnia* (1901) et M. Wolff sur *Semocephalus* (1909) qui ont montré l'utilisation par ces animaux de substances dissoutes, et surtout les travaux de J. Krizenecky (1923-24-25), Podhradsky (1924-25), sur le développement constaté de têtards vivant uniquement dans des solutions nutritives viennent à l'appui de l'idée de Pütter, de même que les expériences déjà signalées de Mitchell (1917) sur les Huîtres.

Il faut noter cependant que Oehler (1919), sur les Protozoaires, Lipschutz (1910) sur les Poissons et Kerb (1911) sur les Daphnies, larves de *Corethra* et Poissons, ont obtenu des résultats négatifs.

Une partie de mes observations, celles de Churchill et celles de Przylecki, montrant d'une façon très nette la possibilité pour certains animaux d'absorber des substances organiques dissoutes variées par la surface extérieure de leur corps, ne prouvent pas du tout que ces animaux puissent couvrir tous leurs besoins par cette voie. Cependant les faits naturels, dont j'ai établi le déterminisme apportent un appui certain aux idées de Pütter. J'ai constaté d'une façon indiscutable l'absorption, par la surface extérieure du corps de beaucoup d'Invertébrés, surtout au niveau des branchies, de matière organique en solution dans l'eau et sécrétée par les Diatomées, puis l'utilisation de cette matière organique chez les Copépodes. C'est là, je crois, un des meilleurs apports aux théories de Pütter. Mais dans l'intérêt même de la recherche, nous ne devons pas tirer de ces observations des conclusions auxquelles elles ne conduisent pas. Nous devons nous en servir comme stimulant pour poursuivre les recherches commencées, mais nous devons reconnaître qu'elles ne prouvent pas du tout que les animaux étudiés se nourrissent uniquement de cette façon et que les organismes planctoniques pénétrant dans l'intestin ne jouent aucun rôle dans la nutrition, en particulier chez les Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes.

En 1929, E. Fischer, examinant toutes les causes possibles de la répartition de certaines espèces côtières de la Manche, a étudié par la méthode au permanganate, le « pouvoir réducteur » de l'eau de mer, attirant l'attention sur l'impossibilité d'obtenir ainsi une appréciation exacte de la quantité de matière organique dissoute. Il montre que les variations de la teneur en oxygène dissous et celles

du pouvoir réducteur de l'eau de mer sont d'une façon générale à peu près inverses les unes des autres ; mais ceci n'est pas exact, dit-il, pour divers milieux (ports, canaux) particulièrement riches en matières organiques.

Mais, par ailleurs, E. Fischer dit : « Il reste à montrer que dans les conditions naturelles, les substances organiques dissoutes, entrant réellement dans l'alimentation des animaux, contribuent effectivement à assurer leur existence. C'est là l'essentiel de la théorie de Pütter. » En réalité, c'est seulement un des premiers faits à démontrer, ce n'est pas l'essentiel, car, d'après Pütter, la substance organique dissoute forme la partie fondamentale des matières utilisées par les animaux pour couvrir leurs besoins, les substances figurées constituent seulement un faible appoint.

Par ailleurs, E. Fischer a noté que certaines espèces côtières atteignent une taille maxima dans les milieux riches en matières réductrices. Ceci paraît tout à fait exact bien qu'à l'embouchure des fleuves, le rôle de l'eau douce soit certainement très appréciable, son action précise sur le fonctionnement protoplasmique restant à déterminer ; j'en ai parlé dans mon travail de 1927.

Mais lorsque E. Fischer veut expliquer la répartition de certaines espèces côtières par le pouvoir réducteur de l'eau de mer, je trouve qu'il émet une hypothèse dépassant les faits. Comme je le montre dans un travail qui va paraître, la distribution géographique de certaines espèces côtières est due à un concours de circonstances extérieures, en relation avec un facteur spécifique se traduisant par un ensemble de conditions déterminantes propres à l'espèce. D'innombrables causes secondaires interviennent (intervention de l'homme, les courants en rapport avec les conditions de développement des larves pélagiques, etc...). Les larves pélagiques se fixent où elles peuvent et si elles trouvent le support approprié au moment où leur croissance le leur permet, et à l'endroit où les courants les ont conduites. Comme je le montrerai ailleurs, on arrive ainsi parfois à constater les faits les plus extravagants : fixation côtière, à la limite extrême de la haute mer, des larves d'Huîtres, dans le Bassin d'Arcachon, vers 1750, entraînant leur mort, dès la première période de morte-eau un peu longue. Ceci démontre bien l'enchevêtrement extraordinaire des causes intervenant. Les êtres, une fois fixés, vivent comme ils peuvent, suivant les conditions qu'ils trouvent. Là seulement intervient l'action de la matière organique dissoute réglant seulement le degré de développement de l'animal. Nos observations et relations sont seulement une résultante dont beaucoup de composantes nous sont cachées parce que nous n'avons pas été à même de les examiner. Mais lorsque nous cherchons les causes de la distribution des organismes, il ne faut pas envisager uniquement celles permettant aux

animaux d'atteindre leur maximum de développement parce qu'ils profitent de conditions particulières.

Sur les besoins totaux de l'animal et sur la quantité d'organismes planctoniques susceptibles de pénétrer dans l'intestin, les valeurs données par Pütter ont été critiquées. Cependant, comme je l'ai déjà fait remarquer, c'est là l'essentiel. C'est là qu'il faudra toujours revenir et sur ce point précis se mettre d'accord.

Je ne veux pas mésestimer l'importance des faits que j'ai apportés par ailleurs, ni de ceux des différents auteurs cités, mais ils ne doivent absolument pas servir à présenter comme définitives des évaluations discutées.

C'est ainsi que Moore, Whitley, Edie et Dakin, séparément ou en collaboration, ont montré que les valeurs données par Pütter pour les besoins nutritifs, en partant de la détermination de l'O nécessaire, sont trop élevées. Ils apportent d'ailleurs des observations très particulières sur le métabolisme nutritif.

Pour Dakin, il est possible qu'il y ait absorption de petites quantités de substances dissoutes et que certains animaux (Protozoaires) puissent vivre uniquement d'elles ; mais, en général, celles-ci ne jouent qu'un rôle accessoire dans la nutrition. Il insiste sur le fait que tous les animaux aquatiques ne doivent pas être réunis en un seul groupe pour ce qui concerne la nutrition. C'est tout à fait mon avis.

Au sujet de la quantité d'organismes planctoniques susceptibles d'être captés, H. Lohman (1909) pense qu'ils sont souvent beaucoup plus abondants que dans les exemples pris par Pütter. Il pense aussi que les détritus organiques interviennent dans l'alimentation. Blegvad (1914) attire également l'attention sur le rôle des détritus dans l'alimentation des animaux de fond.

Lwoff conclut ainsi : « Il semble donc bien que, quoique dans les conditions naturelles, la nutrition des Infusoires libres soit purement phagocytaire, on puisse, en leur fournissant un milieu convenable, arriver à nourrir certains d'entre eux de substances dissoutes. »

En ce qui concerne particulièrement les Huîtres, je dois signaler que tous les auteurs connaissant les théories de Pütter, qui ont étudié d'une façon précise leur contenu stomacal et intestinal, sont d'accord pour affirmer que, s'il y a absorption de matière organique dissoute, dans la nature, néanmoins le plancton et le benthon jouent un rôle important dans leur nutrition. Churchill, lui-même, qui a montré d'une façon si nette la possibilité de l'absorption de matière organique par la surface extérieure du corps chez les Lamellibranches d'eau douce, est de cet avis.

Quelle est l'origine de la matière organique dissoute dans l'eau et dont le rôle paraît si important à Pütter ?

« Les combinaisons carbonées en solution dans la mer, dit cet auteur en 1907, sont le produit des échanges de substances des organismes marins, spécialement des Algues et des Bactéries. »

En 1912, il est plus précis : « En ce qui concerne la question de l'origine de la nourriture dissoute, il était montré que celle-ci est en augmentation quantitative dans l'eau de mer où des Algues ont été ajoutées, pourvu qu'il soit permis à la lumière de tomber dessus. Cette matière nutritive doit, par conséquent, être considérée comme un produit de l'assimilation des Algues marines ».

Dans son travail de 1924, il s'occupe plus directement de la question. Il évalue approximativement la quantité de sucre fabriqué par les Algues de la Baie de Kiel. Je n'entrerai pas dans le détail de ses calculs. Voici les observations qu'ils lui suggèrent : « ... C'est maintenant que doit être posée la question du siège du sucre fabriqué par les Algues. La première hypothèse, et la plus naturelle, selon laquelle les sucres (peut-être sous forme d'amidon ou de graisse, chez les Diatomées) seraient emmagasinés dans le corps de l'Algue, apparaît comme impossible, ainsi que cela ressortira des considérations suivantes. L'été, le volume des Algues atteint en moyenne 0 cm^3 5 par litre. Leur teneur en substance organique pouvant être évaluée à 15 pour 100, cela correspondra à une « Sauerstoffkapazität » de 0 mg. 22 pour 1 cm^3, en chiffres ronds. Lorsque cette dernière valeur subit des variations considérables sous l'influence de conditions différentes de nutrition, il est impossible de supposer que l'Algue n'emmagasinera pas la même quantité de matières que celle qui se produit dans les conditions normales de nutrition. La division cellulaire ne se produit jamais pendant les heures ensoleillées du jour, les matières assimilées par photosynthèse ne pouvant être, incontinent, transformées en la substance constitutive des nouvelles cellules.

Si la « Sauerstoffkapazität » de 0 cm^3 5 de thalle d'Algue atteint 0 mgr. 11, la supposition qu'une masse de sucre correspondant à 0 mg. 1 d'O, éliminé, puisse être emmagasinée en elle, sous quelque forme que ce soit, est fortement exagérée. Mais lorsque, dans les heures éclairées d'une journée 2 mg. 42 d'O par litre sont éliminés, on trouvera non pas 1/24, mais pas même 1/30 de cette masse d'O. sous forme de matière de réserve dans le corps des Algues. Il semble alors plus probable que l'autre quantité de sucre fabriqué quitte le corps de l'Algue et se dissout dans l'eau. Soulignons encore une fois que nous ne pouvons rien affirmer en ce qui concerne l'identification chimique des produits assimilés par le travail intracellulaire des Algues. Il se pourrait que le produit de la photo-synthèse ne soit encore aucun sucre figuré mais quelque formaldéhyde et aussi bien du glucose ou même un polysaccharide, un amylacé quelconque ou peut-être une combinaison azotée qui serait ainsi aban-

donnée à l'eau ». La dernière hypothèse me paraît la plus près de la réalité. Petersen et Jensen (1911) en trouvent bien des quantités appréciables, mais lui donnent une origine différente. Henze (1908) faisant ses analyses au même endroit que Pütter ne trouve que des quantités insignifiantes de matière organique dissoute, de même Moore, Edie et Whitley (1914). Quant à Gaarder et H. Gran (1927) qui appuient fortement l'idée de Pütter sur l'origine de la matière organique dissoute, ils n'en disent pas moins que, au sujet de sa quantité, des recherches sont à entreprendre et surtout avec une autre méthode que celle au permanganate. Voici leurs conclusions : « Il serait ainsi produit 3-5 fois autant de matière organique qu'il en est utilisé simultanément par l'Algue pour son développement.

« Nous considérons comme extrêmement probable que le surplus est sécrété par les Algues du plancton et qu'il est en solution ou en « colloïd-disperse form » dans l'eau de mer et que, en conséquence, la grande quantité de matière organique « soluble » que Pütter et Raben trouvent dans l'eau de mer peut être considérée comme le produit du métabolisme des Algues ».

Ils ne sont donc cependant pas tout à fait d'accord avec Pütter sur la proportion de matière organique sécrétée.

Génevois, physiologiste de Bordeaux, qui va publier ses observations sur les Algues et Herbiers de Zostères du Bassin d'Arcachon, me dit dans une lettre : « Si l'on considère une période de végétation de quelques mois, la masse de substance organique créée par l'Algue représente de 10 à 20 fois, comme ordre de grandeur, le squelette que le morphologiste garde entre ses mains. Non seulement le principe de la théorie de Pütter est exact, mais en fait, il semble être resté au-dessous de la vérité ».

Krogh (1930-31) utilisant une méthode nouvelle fixe la quantité de matière organique dissoute dans l'eau douce et l'eau de mer à 10 mgr. par litre (substances azotées et hydrates de carbone). Cet auteur n'admet pas l'excrétion par les Algues de matière organique soluble ; celle qui est présente dans l'eau proviendrait, d'après lui, des organismes morts et des déchets des organismes vivants.

Cependant j'ai montré que *Navicula fusiformis (N. ostrearia)* en présence de sucres sécrète des quantités considérables de matière organique soluble facilement décelable dans ce cas parce qu'elle est accompagnée d'un pigment vert-bleu caractéristique. Le phénomène a lieu dans la nature sur une très grande échelle. Certes à l'état planctonique, elle doit en excréter une quantité moindre, mais l'importance quantitative des Diatomées, surtout dans les régions polaires, laisse supposer celle de la matière organique qu'elles sécrètent.

De plus on sait maintenant d'une façon certaine, depuis les tra-

vaux de MAZÉ (1911) et SCHULOW (1913) puis Hausteen CRANNER (1922) et surtout de G. TRUFFAUT et BEZSSONOFF (1920 à 1925) que les plantes supérieures terrestres, elles-mêmes, excrètent par leurs racines de la matière organique.

Si, pour fixer les idées, nous admettons seulement 1 mgr. par litre de substance organique excrétée par les Algues dans la mer, cela représente 1 gramme par mètre cube et 500 millions de kilogrammes pour une étendue de 100 kilomètres de côté sur 50 mètres de profondeur.

En résumé, de l'ensemble des travaux de PÜTTER, il ressort les idées suivantes :

1° Les Animaux aquatiques ne peuvent pas capturer par les moyens dont ils disposent assez d'organismes ou matériaux planctoniques pour couvrir leurs besoins nutritifs.

2° Il y a dans l'eau une très grande quantité de matière organique dissoute qui, à elle seule, est largement suffisante pour subvenir aux besoins des Animaux.

3° Cette matière organique en solution provient de l'activité des Algues et des Bactéries.

4° La partie fondamentale des besoins nutritifs des Animaux aquatiques est empruntée à la matière organique dissoute ; les organismes planctoniques ne jouent qu'un rôle secondaire. (C'est la proposition essentielle des théories de PÜTTER).

5° Les Animaux aquatiques absorbent cette matière organique dissoute non seulement par l'appareil digestif souvent rudimentaire, mais par toute la surface extérieure de leur corps, particulièrement par les épithéliums simples comme les branchies.

Les travaux les plus importants, parus surtout depuis 1930, tendant à démontrer l'inexactitude des théories de PÜTTER, sont ceux du physiologiste August KROGH, parce qu'ils s'attaquent à la fois, par la même méthode physiologique, à toutes les hypothèses en question. Je ne résumerai pas ici les divers travaux de cet auteur qui constituent en fait, point par point, la réfutation de ceux de PÜTTER. Je me contenterai de signaler les résultats généraux auxquels ses recherches semblent le faire aboutir. D'après lui, la quantité de nourriture nécessaire aux Animaux aquatiques est généralement présente sous forme d'organismes ou de détritus organiques. Cependant, il reconnaît que quelques Animaux comme les Protozoaires et les Spongiaires peuvent vivre principalement de substances organiques dissoutes dans l'eau. Il note la présence dans les eaux douces, comme dans l'eau de mer, de 10 mg. par litre ou plus de matière organique, comprenant outre la matière soluble, les protéines en solution colloïdale et un nombre plus ou moins bien défini

d'acides aminés à de très hautes dilutions. Les Hydrates de carbone sont en partie des pentosanes ne semblant pas être réellement assimilables. Les matières organiques dissoutes paraissent être, à cet auteur, le produit de déchets et dans certains cas, elles peuvent se montrer très résistantes à l'attaque des bactéries. D'après lui, les Algues du plancton ne sécrètent pas d'Hydrates de carbone, accumulant dans leur propre corps les substances qu'elles synthétisent par assimilation. Les Animaux n'utiliseraient pas d'une façon évidente des quantités appréciables de matières organiques dissoutes.

Les téguments externes et les branchies des Animaux aquatiques semblent, dit-il, imperméables aux substances organiques qui sont pratiquement toujours présentes à plus haute concentration dans les liquides du corps que dans le milieu extérieur. Cet argument, entre autres, me semble peu valable, car c'est précisément une propriété des organismes vivants de concentrer en leurs tissus de nombreuses substances du milieu extérieur.

Enfin, d'après lui, les expériences de Bonnet, Koller et Yonge ont démontré que l'absorption des matières organiques dissoutes chez les Têtards, Lamellibranches et Étoiles de mer a lieu par l'intestin et non par les téguments ou les branchies.

August Krogh ne connaissait pas particulièrement mes travaux, en 1932 ; je lui en ai adressé des tirés-à-part et il m'a écrit une lettre dont je tire le passage suivant : « I am sorry I did not know it before because I should certainly have referred to it at some lenght. However, as I am still working on these problems and expert to publish my studies on organic material in sea water and the nutrition of sea water animals, I shall try to make good the omission on the occasions. *I shall have to admit that certain organic substances can undoubtedly become absorbed directly into branchial and other external surfaces.* » Ainsi le Prof. Krogh qui a déjà admis la possibilité de la nutrition aux dépens de matières organiques dissoutes chez les Protozoaires et les Éponges admettrait maintenant la possibilité de l'absorption de matières organiques dissoutes par certains épithéliums externes.

D'autre part, dans un travail récent très intéressant, Ancel Keys, E. H. Christensen et A. Krogh signalent qu'il existe dans la mer un équilibre général tel qu'une activité très faible des Bactéries a lieu aux dépens de la matière organique dissoute ; par suite d'une très faible variation dans le système, 10 à 15 % de cette dernière deviennent susceptibles d'être utilisés par les Bactéries. On peut bien ajouter que des phénomènes du même ordre ont lieu dans les eaux douces des rivières et des lacs.

Ainsi les Bactéries, les Protozoaires et les Éponges utiliseraient la matière organique dissoute dans l'eau. On ne comprend pas

pourquoi cette dernière ne jouerait aucun rôle dans l'alimentation des animaux plus élevés dans l'échelle animale.

En 1928, C. M. Yonge, dont les travaux sur les mécanismes physiques et histologiques de la nutrition chez les Mollusques, sont intéressants, a consacré un travail pour essayer de démontrer que mes observations résultaient d'une mauvaise technique. Je n'avais pas pris la peine de répondre à cette Note, car les arguments fournis ne me paraissaient pas susceptibles d'être retenus par ceux connaissant un peu les questions que j'avais traitées. La critique de Blegvad (1929) du travail de C. M. Yonge, semblait me donner raison. Il dit, en effet, pour conclure en parlant des vues de Yonge sur le verdissement des Huîtres : « Cette dernière théorie cependant devra, dans l'opinion du présent auteur, être plus complètement étudiée par des observations directes ».

Cependant, nous venons de voir August Krogh faire grand état de ce travail et je me suis rendu compte, par ailleurs, que les critiques avaient soulevé des doutes dans d'autres esprits. Dans un compte-rendu des travaux de Krogh, C. M. Yonge exprime la nécessité d'oublier les théories de Pütter, car elles n'exprimeraient absolument rien de réel. C'est aller un peu loin. C'est pourquoi, je vais prochainement répondre spécialement aux critiques de Yonge. Je me contenterai ici, dans cette revue générale, de relever les points essentiels ne permettant pas de retenir les résultats expérimentaux de cet auteur. Il dit (p. 651, 1928 : « It is not impossible that Marennin may be absorbed in this manner (extrusion des phagocytes) at Marennes, where the temperature and salinity of the water both become exceptionnally high in the periods between spring-tides, thus possibly causing extensive « bleeding » in the oysters. In other cases the Marennin is probably absorbed in the digestive diverticula and thence transported to all free surfaces by the leucocytes ». Or, il est de connaissance courante que les Navicules bleues se développent d'une façon générale à la période automne-hiver seulement, dans les claires aussi bien qu'en pleine mer dans la zone de balancement des marées. Dans les deux cas, les Huîtres verdissent seulement en présence de Navicules, et il ne peut être question d'excès de salinité ou de température.

D'autre part, d'après C. M. Yonge, les Huîtres dans mes expériences auraient été dans de mauvaises conditions vitales. Il ne semble pas avoir lu tous mes travaux où il est signalé que j'ai constamment vérifié mes résultats expérimentaux par des essais dans la nature même et dans les conditions naturelles.

J'ai démontré que dans des conditions absolument normales, sans aucune mutilation, les branchies des Huîtres se pigmentaient en rouge par le route neutre, en vert par le pigment des Navicules, en blanc grisâtre par le lait en émulsion etc...,, bien avant l'intestin.

Or, C. M. Yonge opère, dans ses expériences, avec des Huîtres auxquelles il enveloppe la bouche et les palpes avec de la cire. Dans ces conditions, je peux affirmer que les conditions physiologiques sont complètement bouleversées et qu'il est tout à fait normal que l'assimilation du glucose n'ait plus lieu par l'épithélium branchial. Dans mon travail de 1927, j'ai noté (p. 128, ligne 21) que je n'ai pas pu mettre en évidence, morphologiquement, l'absorption du glucose par les branchies, n'ayant pas étudié par d'autres méthodes si la chose était possible. *A priori*, puisque d'autres travaux ont démontré l'utilisation par l'Huître du glucose en solution pour fabriquer des substances de réserve, ce n'est pas impossible. Mais il faut examiner la question en utilisant une technique spéciale, ce que je vais faire prochainement. D'ailleurs, C. M. Yonge ne précise pas comment il arrive à obstruer ainsi la bouche de l'Huître ; il ne dit pas en particulier comment il opère avec la valve supérieure de l'Huître, mais il précise qu'au bout de huit jours une Huître opérée dans ces conditions présente le phénomène de la « saignée », des millions de leucocytes étant expulsés par les épithéliums dans la cavité palléale. Et, dit-il, c'est alors seulement que l'épithélium externe du manteau et des branchies absorbe le glucose en solution. Il conclut de là que toute absorption directe est le résultat d'un état pathologique de l'animal. Il est impossible de prendre en considération une conclusion aussi rapide, basée sur de telles conditions anormales.

Dans mes travaux, j'ai eu soin de montrer que lorsqu'on coupe le muscle adducteur des valves, certaines substances ne pénétrant pas normalement par les branchies étaient absorbées après mutilation. L'eau oxygénée, par exemple, produit la réaction dite des peroxydases seulement lorsque le muscle adducteur est coupé. Les phénomènes restent normaux si on scie la valve sans toucher au muscle adducteur. Mais pour me mettre à l'abri de toutes les critiques et considérant les mutilations seulement comme des essais pour analyser des phénomènes, je me suis toujours, en définitive, reporté à l'expérience dans des conditions absolument normales, sans critiques possibles.

La plus belle expérience que l'on puisse faire pour démontrer la possibilité de l'absorption de certaines matières organiques par l'épithélium branchial chez les Mollusques, c'est de placer des Huîtres dans une solution de rouge neutre et d'en ouvrir une un quart d'heure, puis une autre une demi-heure après la mise en expérience. On se rendra parfaitement compte que les branchies se pigmentent très rapidement bien avant l'intestin. Ensuite, renouvelant la même expérience, plaçons une Huître avec une solution de rouge neutre dans un bocal fermé où l'on fait arriver, par petites quantités, de l'oxygène d'un appareil à dégagement. On assistera

alors au phénomène splendide d'une formation extraordinairement rapide et dense de leucocytes granuleux qui rempliront bientôt tous les vaisseaux sanguins permettant d'assister, si on scie (alors seulement) la coquille supérieure (sauf au niveau du muscle adducteur) à la circulation interne.

Ce résultat expérimental nous démontre péremptoirement le rapport intime qui existe, comme l'avait prévu Pütter, entre l'absorption de l'oxygène et des matières organiques dissoutes, par les branchies.

On peut faire ces expériences avec le pigment vert de la Navicule, le lait en émulsion (dont l'utilisation est si rapide), et toutes les autres substances que j'ai signalées dans mes travaux. On pourra facilement se rendre compte que tout le protoplasme épithélial est pigmenté au début d'une façon plus ou moins homogène ainsi que les granulations déjà existantes. Les granulations se groupent, une gouttelette protoplasmique se forme, c'est un leucocyte ; il passe ensuite dans le sang. Les cellules granuleuses préformées dans l'épithélium sont des leucocytes en « puissance », dont la composition nécessaire n'est pas obtenue pour passer dans le sang ; en effet dès qu'ils se pigmentent en rouge, on les voit s'enfoncer et passer dans les lacunes sanguines. Mais il s'en forme bien d'autres en dehors de ces derniers. Rien ne démontre que ces cellules granuleuses viennent des lacunes ou vaisseaux intérieurs et se sont introduites dans le protoplasma épithélial. Ici la critique adressée par Yonge aux travaux histologiques de Carazzi, faite d'ailleurs par moi-même avant, se tourne contre lui. Au contraire, l'expérience démontre qu'en présence de certaines matières organiques dissoutes elles augmentent considérablement en nombre, tant dans l'épithélium que dans le sang. L'absorption de l'oxygène a lieu par le même processus ; il passe dans le sang, en combinaison dans les leucocytes. Une excrétion leucocytaire épithéliale a lieu exceptionnellement dans des conditions pathologiques telles que celles réalisées par Yonge dans ses expériences ou lorsque l'Huître malade, pour des raisons diverses, absorbe un excédent de certaines substances.

Ces faits nous démontrent que le protoplasme épithélial ne joue pas le rôle d'une simple membrane perméable, mais qu'il est essentiellement actif dans les échanges gazeux et autres. Nous comprenons ainsi le déterminisme de la formation des leucocytes, à la production abondante desquels nous assistons en atmosphère particulièrement chargée d'oxygène. Il est probable qu'ils se forment suivant le même processus dans l'intestin. Le leucocyte ne nous apparaît plus alors comme un petit « génie » intérieur, prêt à toutes les besognes pour satisfaire aux besoins de l'être vivant.

Les expériences avec le rouge neutre sont si démonstratives et si faciles à réaliser, avec tous les Mollusques en particulier, qu'il

est absolument impossible de mettre en doute la possibilité de l'absorption de matières organiques dissoutes, colloïdales ou en émulsion par l'épithélium branchial.

Si nous envisageons l'ensemble des théories de Pütter, nous voyons que ce savant a su élever le problème de la nutrition au point où Claude Bernard l'a fait pour l'excitabilité. Ce dernier, envisageant tous les êtres vivants, a montré que l'excitabilité est une propriété du protoplasma vivant, indépendante d'organes spécialisés, de nerfs. Pütter a fait de même pour la nutrition. Il a placé cette fonction sur le plan supérieur des échanges généraux entre le protoplasme cellulaire et le milieu ambiant. La possibilité de l'absorption de matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps nous apparaît maintenant comme faisant partie d'un phénomène très général. Toute substance nutritive ne pénètre dans le protoplasma que si elle est soluble ou solubilisée. L'absorption de substances solubles nous apparaît alors comme le résultat d'une propriété particulière à toute protoplasma vivant. C'est la seule forme sous laquelle la nourriture y pénètre réellement. Par conséquent, tout protoplasma en contact avec une solution de ces substances y puise certaines d'entre elles, qu'il concentre en son sein. Le milieu aquatique, dans certaines conditions au moins, constitue tout aussi bien que le milieu interne cette solution. On admettra facilement que cette absorption est d'autant plus facile que le protoplasma est moins différencié. Il est possible qu'il y ait seulement une simple différence dans la forme sous laquelle la substance est susceptible d'être absorbée, sa désintégration devant être poussée de plus en plus loin (pour arriver aux acides aminés, par exemple, pour les matières albuminoïdes) à mesure que la différenciation du protoplasma s'accentue.

Il reste maintenant à savoir quelle est l'importance exacte de la matière organique dissoute dans les échanges nutritifs chez les animaux aquatiques. A mon avis, beaucoup d'entre eux possèdent un pouvoir filtrant de l'eau beaucoup plus grand que ne le pensait Pütter ; la matière figurée doit jouer souvent un rôle plus important qu'il ne le supposait. D'autre part certains, comme les Coelentérés, ont la possibilité de capturer et de digérer des proies énormes, comme l'a si bien observé et décrit M. Lebour. De toutes petites Méduses, entre autres, sont capables de capturer de très grosses larves de Poissons. C'est le moment ici de rappeler l'opinion de Dakin, suivant lequel tous les animaux aquatiques ne doivent pas être réunis en un seul groupe pour ce qui concerne la nutrition. Nous devons en effet admettre pour ce facteur, un parallélisme avec le comportement bien connu des animaux aquatiques vis-à-vis de la quantité d'oxygène dissous. D'ailleurs Pütter, lui-même, a attiré l'attention sur ce fait dans son mémoire fondamental

de 1907. Il dit : « Chez Tethys la disproportion cst encore plus marquée puisque c'est dans 1.500 fois le volume de son corps qu'elle pourrait trouver en une heure une nourriture figurée suffisante. Mais avant de généraliser de telles observations, il y a toujours lieu de se montrer circonspect, car chez un autre Opisthobranche, l'*Aplysia*, il est très vraisemblable que les aliments figurés jouent le premier rôle dans la nutrition, peut-être même exclusivement, car cet animal fourrage les prairies très denses d'*Ulva* qui doivent lui offrir une nourriturc suffisamment riche. »

BIBLIOGRAPHIE

On la trouvera dans mon travail de 1927, *Annales de l'Inst. océan.*, t. IV, fasc. III, p. 1927 et dans A. Krogh : *Rapports et P. V. des Réunions du Conseil Permanent international pour l'exploir. de la mer*, V. LXXV. 1931.

Il faut y ajouter les travaux très importants dc Hansten Granner, de G. Truffaut et Bessonoff, bien qu'ils s'adrcssent aux plantes supérieures non aquatiques, chez lesquelles une excrétion par les racines est décelée.

Hansteen Cranner : Meldinger fra Norges Land H. S. K., Bd 2, H. 1-2, 1922.

G. Truffaut et N. Bezssonoff :

C. R. A. S., t. 170, p. 1278, 1920 ; t. 175, p. 544, 1922 ; t. 177, p. 649, 1923 ; t. 197, p. 787, 1933.

La Science du Sol, t. I, p. 36, 1922 ; t. II, p. 3, 1923 ; t. III, p. 21, 1924 ; t. V, 1925.

C. R. Soc. Biol., 1924.

Revue générale des Sciences, t. XXXVII, p. 389, 1927.

puis enfin :

Bond (R. M.), *Bull. Bingham Ocean, Coll. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, Vol. IV, art. 4, New Haven Conn., 1933 (Résumé par Yonge C. M. in : *Journ. Cons. perm. int. expl. de la mer*, vol. IX, 1934).

Canagello (Maria Alaxandra). *Revista di Biologia*, vol. VI, 1929.

Chanchard (P), Hatton (H.) et Fischer-Piette (E.). *Ann. hydrographiques*, 1931.

Fischer (E.). *Ann. Inst. Océan.*, t. I, fasc. III, 1929.

Keys (Ancel E. H.) Christensen et A. Krogh, *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, vol. XX, 1935.

Simon (E.), *Bull. Stat. biol. Arcachon*, t. 30, 1933.

Yonge (C. M.), *Journ. Conseil perm. int. exploration de la mer*, vol. VII, 1932.